Zoomorphologie 84, 77–102 (1976)

Berlin 1975

Zoomorphologie

© by Springer-Verlag 1976

Sinnesorgane auf den Antennen von *Lithobius forficatus* L. (Myriapoda, Chilopoda)

I. Die Funktionsmorphologie der „Sensilla trichodea" *

Thomas Keil**

Institut für allgemeine Zoologie und experimentelle Morphologie
der Freien Universität, D-1000 Berlin

Sense Organs on the Antennae of *Lithobius forficatus* L. (Myriapoda, Chilopoda)

I. The Functional Morphology of the "Sensilla trichodea"

Summary. Sensilla trichodea on the antennae of *Lithobius forficatus* L. were investigated by means of light-, scanning- and transmission-electron-microscopy. Each antenna of the adult animal carries about 2000 of these organs, each of which consists of 18 sensory cells and at least 3 enveloping cells. The elastic shaft is about 100–150 μm long and easily movable. It has a terminal pore, up to which extend 17 dendrites. One dendrite, containing a tubular body, ends in a complicated cuticular structure at the hair base. The innermost enveloping cell forms the "Sensillenliquorraum I", into which enter the dendrites and assume ciliary structure. This cell has a rich granular endoplasmic reticulum and forms an inner dendritic sheath which envelops the dendrites up into the hair lumen. The second enveloping cell is the trichogen cell. It contains numerous microtubules and sends off a narrow process into the hair lumen, which is separated from the dendrites by the inner cuticular sheath. The third enveloping cell is the tormogen cell, it forms the "Sensillenliquorraum II". A second cuticular sheath is lying between the trichogen and the tormogen cell, it is connected with the body wall.

In the freshly cast exuvia of the sensillum no remains of the dendrites or other cells can be found, they must have been retracted before moulting. Immediately after the ecdysis, the new-developing organ does neither possess the complicated cuticular struc-

* 1. Teil einer Dissertation am Fachbereich 23 (Biologie) der Freien Universität Berlin (D 188). Herrn Prof. Dr. J. Brandenburg danke ich für sein stetiges Interesse am Verlauf dieser Arbeit. Frau C.St. Friedemann danke ich für die Anfertigung der Zeichnungen, Herrn Rau von der Zentraleinrichtung für Elektronenmikroskopie der Technischen Universität Berlin (Leiter: Prof. Helmcke) für die Bedienung des Rasterelektronenmikroskopes und Herrn Prof. Dr. U. Thurm für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

** Adresse für Sonderdruckanfragen: Zoologisches Institut der Wilhelms-Universität, Lehrstuhl für Neurophysiologie, Hüfferstr. 1, D-4400 Münster, Bundesrepublik Deutschland

ture at the base, which is important for the mechanoreception, nor the "Sensillenliquorraum II".

The sensillum is supposed to be a combined contactchemo- and mechanoreceptor. Its possible signification for the orientation of *Lithobius* is discussed.

Zusammenfassung. Sensilla trichodea auf den Antennen von *Lithobius forficatus* L. wurden licht-, raster- und durchstrahlungselektronenmikroskopisch untersucht. Jede Antenne trägt beim ausgewachsenen Tier etwa 2000 dieser Organe, von denen jedes über 18 Sinneszellen und mindestens 3 Hüllzellen verfügt. Der Haarschaft ist ungefähr 100–150 μm lang, sehr elastisch und beweglich aufgehängt. Er verfügt über eine Pore in der Spitze, bis zu der 17 Dendriten ziehen. Ein Dendrit endet mit einem Tubularkörper in einer komplizierten Cuticuladifferenzierung an der Haarbasis. Die innerste Hüllzelle bildet den Sensillenliquorraum I, in den die Dendriten einmünden und Cilienstruktur annehmen. Sie verfügt über ein reich ausgebildetes granuläres ER und bildet eine innere Dendritenscheide, die die Dendriten bis ins Haar einhüllt. Die zweite Hüllzelle ist die trichogene Zelle. Sie enthält zahlreiche Microtubuli und entsendet einen schmalen Ausläufer in das Haarlumen, der durch die innere Scheide von den Dendriten getrennt wird. Die dritte Hüllzelle ist die tormogene Zelle, sie bildet den Sensillenliquorraum II. Eine zweite cuticuläre Scheide liegt zwischen trichogener und tormogener Zelle; sie ist mit der Körperwand verbunden.

In der frisch abgestreiften Exuvie des Sensillums findet man keine Reste mehr von Dendriten und anderen Zellausläufern; diese müssen vor der Ecdysis zurückgezogen worden sein. Unmittelbar nach der Häutung verfügt das noch im Aufbau befindliche Organ weder über die komplizierte, für die Mechanoreception wichtige Cuticuladifferenzierung an der Haarbasis noch über den Sensillenliquorraum II.

Das Sensillum wird als Kombination von Kontaktchemo- und Mechanoreceptor angesehen. Seine mögliche Bedeutung für die Orientierung von *Lithobius* wird diskutiert.

A. Einleitung

Lithobius forficatus L. ist unser häufigster Hundertfüßler. Sein Verhalten wurde von mehreren Autoren untersucht, die dabei teilweise zu widersprüchlichen Aussagen kamen. Hervorzuheben sind die Arbeiten von Scharmer (1935), Bauer (1955), Simon (1960) und Meske (1961) – zusammengefaßt bei Rilling (1968) – sowie Tichy (1973). Mehrere Sinnesqualitäten konnten lokalisiert werden. Geruchs-, Tast-, Temperatur- und zum Teil Feuchtigkeitssinn sollen auf den Antennen, Feuchtesinn außerdem auf den Tarsen und Tastsinn auf dem ganzen Körper zu finden sein. Als Luftfeuchtereceptor wurde das Tömösvarysche Organ nachgewiesen (Tichy, 1973). Kontaktchemoreceptoren vermutet Rilling (1968) auf den Extremitäten der Mundregion; nach eigenen Beobachtungen muß man sie auch auf den Fühlern suchen.

Bei in Gefangenschaft gehaltenen Tieren konnte ich nie beobachten, daß angebotene Nahrungsbrocken, etwa zerschnittene Regenwürmer, auf Distanz beachtet wurden. Bei zufälliger Berührung durch eine Antenne wird die Beute jedoch sofort mit den Maxillipeden gepackt und verzehrt. Faßt man die Angaben der eingangs erwähnten Autoren zusammen, so ergibt sich – unter Berücksichtigung eigener Beobachtungen – kurz folgendes:

UNIV. LEIDEN BIBL.

1. Die Tiere suchen Berührungsreize; sie verweilen da, wo ihnen ein Maximum davon geboten wird.
2. Sie bevorzugen feuchte und dunkle Plätze.
3. Die Antennen spielen bei der Nahorientierung und dem Auffinden der Beute offenbar eine wichtige Rolle.

Im Mittelpunkt der vorliegenden Arbeit stand die Frage: welche Voraussetzungen für die Orientierungsleistungen von *Lithobius forficatus* bietet die Feinstruktur der Antennensinnesorgane?

Fuhrmann (1923) machte hierzu lichtmikroskopische Untersuchungen. Er beschrieb:
1. dickwandige Borsten, die außerordentlich zahlreich sind und die er auf Grund ihres Baues als Mechanoreceptoren deutet;
2. dünnwandige Zapfen, die in geringerer Anzahl vorkommen;
3. „blasse Borsten", die hauptsächlich auf der Fühlerspitze stehen und einen Übergang zwischen Zapfen und Borsten darstellen sollen.

Den unter 2. und 3. erwähnten Organen ordnet er keine Funktion zu, schließt lediglich den Tastsinn aus. Rilling (1968) vermutet in ihnen die Orte der Geruchswahrnehmung.

Mit Hilfe von elektronenmikroskopischen Methoden sind bereits viele verschiedene Haarsinnesorgane von Arthropoden, überwiegend Insekten, untersucht worden. Gemeinsam mit Elektrophysiologie und Biochemie konnte bei vielen Sensillen der Zusammenhang zwischen Struktur und Funktion eindeutig geklärt werden. Stellvertretend seien genannt die Arbeiten von Barth (1971, 1972, 1973), Boeckh (1962), Ernst (1969, 1972), Hansen et al. (1971, 1974), Schmidt u. Gnatzy (1971, 1972), Steinbrecht (1973) und Thurm (1965, 1970, 1974). Es mußte im Vergleich dazu interessant erscheinen, die Ultrastruktur von Sensillen eines häufigen Vertreters der Myriapoden als zweiter Gruppe der Tracheaten zu untersuchen.

Über den Aufbau der Antennen von *Lithobius forficatus* L. informieren die Arbeiten von Fuhrmann (1923) und Rilling (1968). Der erste Teil der vorliegenden Untersuchung befaßt sich mit der Funktionsmorphologie der „Sensilla trichodea", die weitaus den Hauptanteil der Sinnesorgane auf den Antennen von *Lithobius* stellen. In einem weiteren Teil sollen die übrigen Antennensinnesorgane behandelt werden.

B. Material und Methode

Zur Untersuchung gelangten ausgewachsene Exemplare und verschiedene Jugendstadien von *Lithobius forficatus* L., die ich in Berlin-Heiligensee teils in halbverrottetem Laub (Komposthaufen), teils unter auf der Erde liegenden größeren Steinplatten fing. Einige Tiere gelangten frisch gefangen zur Verarbeitung, andere wurden in Plastikdosen mit altem Laub und Erde bei Fütterung mit zerschnittenen Regenwürmern gehalten. Einfache Verhaltensbeobachtungen wurden in einer größeren Petrischale gemacht.

Für die Rasterelektronenmikroskopie wurden Antennen nach Bouin-Dubosq-Brasil bzw. nach Palade fixiert. Außerdem gelangte eine in 70 %igem Äthanol konservierte Exuvie zur Verarbeitung. Die abgetrockneten Präparate wurden mit Silberleitlack auf Aluminiumnieten geklebt, mit Gold bedampft und in einem von der Stiftung Volkswagenwerk gespendeten Stereoscan Cambridge Mk II an der Zentraleinrichtung für Elektronenmikroskopie der Technischen Universität Berlin betrachtet.

Für die Licht- und Durchstrahlungselektronenmikroskopie amputierte ich den Steinkriechern etwa das distale Viertel der Antennen (ca. 5–10 Segmente) direkt über dem eisgekühlten Fixiergemisch (2 % OsO_4-Lösung nach Palade bzw. Sörensen, pH 7,2 mit NaCl auf 400–600 mOsmol angeglichen). Vorfixierung mit Glutaraldehyd lieferte keine guten Ergebnisse. Die Einbettung erfolgte über Äthanol und Propylenoxid in Araldit.

Geschnitten wurde auf einem Ultramikrotum Reichert OmU 2 mit Glasmessern; die Schnitte kamen auf Formvar-befilmte Kupfernetzchen und wurden mit Uranylacetat und Bleicitrat nach Reynolds (1963) nachkontrastiert. Zur Untersuchung dienten das Zeiss EM 9a und EM 9S.

Für die Lichtmikroskopie wurden auf dem Reichert OmU 2 Semidünnschnitte angefertigt, auf Glas-Objektträger gebracht und nach Richardson et al. (1960) angefärbt.

Zur Untersuchung der mechanischen Eigenschaften der Sensillen befestigte ich frisch amputierte Antennen an beiden Enden mit Klebestreifen auf Objektträgern und legte sie direkt in Immersionsöl unter das Mikroskop. Mit einer feinen Insektennadel konnten die Haare dann unmittelbar bewegt werden.

C. Ergebnisse

I. Anordnung und äußere Beschaffenheit der Sensillen

Sie sind im Schnitt 130 µm lang, werden aber auf der Antenne von proximal nach distal kürzer (s. Tabelle 1); gleichzeitig verringert sich ihre Anzahl pro Segment. Auf dem basalen Drittel des Fühlers findet man etwa 60, dem mittleren 50 und dem distalen 40 dieser Sensillen pro Segment; das größere Spitzenglied trägt ungefähr 100. Die Haare sind sehr frei in ca. 20 Längsreihen von 2–3, auf dem Spitzensegment 5–6 Stück angeordnet; viele stehen, besonders auf dem letzteren, ohne erkennbares System verteilt. Die Längsreihen sind oft gut über längere Abschnitte des Fühlers hinweg verfolgbar. Oft weisen die Haare benachbarter Reihen abwechselnd nach distal oder proximal. Der Winkel, den sie mit der Antennenoberfläche bilden, ist nur wenig von 90° verschieden.

Das Haar steht in einer Cuticulavertiefung und wird an der Basis von einer sichelförmigen Erhebung („Schuppe") halb umgriffen (Abb. 1a). Diese ist immer in Richtung auf die Antennenbasis zu gelegen. Zwei Ausführgänge kleiner Epidermisdrüsen flankieren das Haar. Die Exocuticula ist in ungleichförmige, schuppenartige Felder von etwa 10 µm Durchmesser eingeteilt.

Der Haarschaft hat an seiner Basis einen Durchmesser von ca. 2, 5–3, 5 µm. Diesen Bereich zeigt Abbildung 1b von einer ganz frisch gehäuteten Haarexuvie, die aus ihrer Aufhängung herausgerissen ist. Diese Region ist asymmetrisch aufgebaut: der proximale Rand des Haarschaftes ist an einer Seite deutlich dicker als auf der anderen; die Öffnung des Haarlumens, die hier etwa 1–1,5 µm beträgt, ist seitlich verschoben. An der Basis entspringen tiefe Längsrillen, die bereits nach wenigen µm Verlauf ihre Richtung ändern: sie ziehen, wie Abbildung 1a u. c zeigt, weiter im Uhrzeigersinn in ganz allmählichen, spiralförmigen Windungen bis dicht unter die Haarspitze. Ihre Anzahl beträgt 17–19. Am distalen Ende hat sich der Durchmesser des Haares auf 0,7–1 µm verringert. Ein

Tabelle 1. Abmessungen von Antennensegmenten, maximale Stärke ihrer Cuticula und Länge ihrer Sensilla trichodea. Numerierung beim Spitzenglied beginnend; alle Angaben in µm

Segment	Cuticulastärke	Durchmesser	Länge	Haarlänge
1.	1–8	140–150	290–320	100–120
4.	10	170–180	140–160	110–130
10.	16	190–200	180–200	120–140
20.	18	250	210–230	130–150
25.	22	300–310	240–320	130–150
30.	26	360	300	140–160

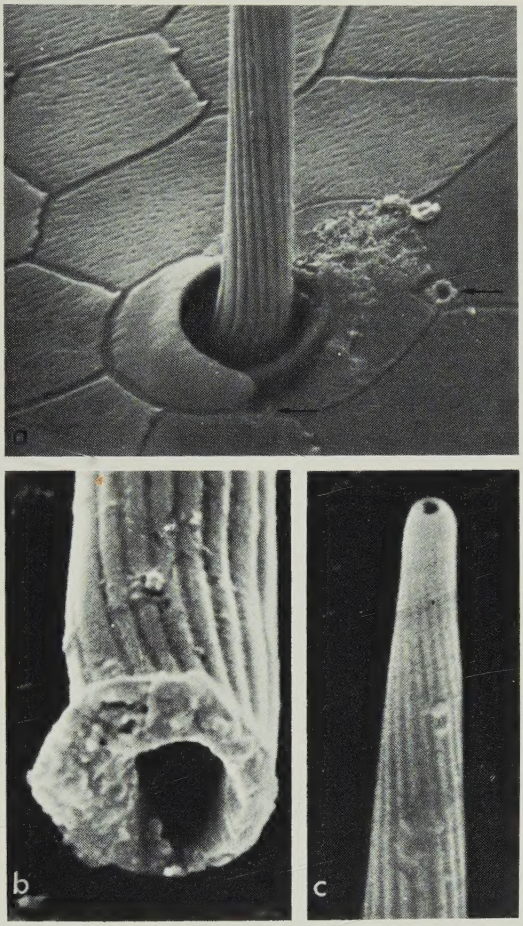


Abb. 1a–c
Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen vom Sensillum trichodeum der *Lithobius*-Antenne.
(a) Ansicht der Sensillenbasis, die halb von einer sichelförmigen Schuppe umgriffen wird. Die Pfeile weisen auf 2 kleine Drüsenausführgänge. Die Cuticula ist gefeldert, der Haarschaft von Längsrillen durchzogen. Vergr. 2200 x
(b) Proximales Ende einer herausgerissenen Haarexuvie. Der asymmetrische Bau dieser Region ist deutlich zu erkennen. Vergr. 6600 x
(c) Distales Ende einer Haarexuvie. Die deutlich erkennbare Öffnung sitzt nicht genau terminal. Vergr. 6600 x

Porus von ca. 0,3 μm Durchmesser ist hier zu erkennen (Abb. 1c; es handelt sich auch hierbei um das Bild einer Haarexuvie: der Porus ist vor der Häutung beim Haar nur sehr schlecht sichtbar!). Diese Öffnung liegt nicht genau terminal; sie ist etwas in Richtung zur Antennenbasis hin verschoben.

Der Haarschaft selbst ist außerordentlich elastisch: man kann ihn leicht bis zu einem Viertelkreis biegen. Seine Aufhängung ist sehr beweglich: ich konnte das Haar in jeder Richtung fast flach auf die Antennenoberfläche drücken. Es schwang stets wieder in seine Ausgangsposition zurück. Leere Haarbecher findet man recht häufig auf den Antennen; offenbar reißt das Organ leicht aus.

II. Sinneszellen und Dendriten

Jedem dieser Haare sind 18, selten weniger, Sinneszellen zugeordnet, die etwa 30–40 μm proximal vom Haar ganz dicht beieinander liegen (Abb. 2). Infolge ihrer dichten Zusammenlagerung sind sie verformt. Diese Sinneszellgruppen stellen recht ausgedehnte und auffällige Verbände innerhalb der Antennenepidermis dar, in die sie eingelagert sind.

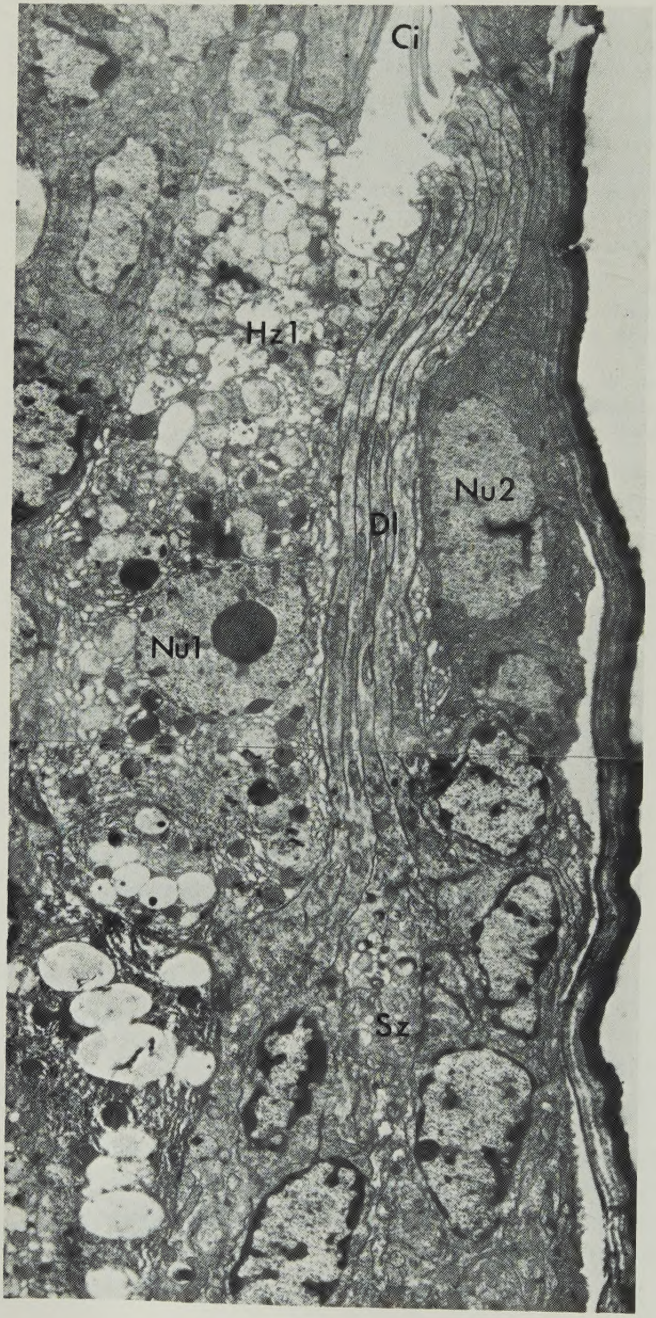


Abb. 2. Längsschnitt durch ein Bündel von Dendriteninnengliedern (*DI*) und mehrere Sinneszellen (*Sz*) eines Sensillums vom Antennenspitzenglied. Links im Bild die auffällige innerste Hüllzelle (*Hz 1*) mit großem, kugeligem Kern (*Nu 1*). Rechts im Bild ist der Kern der zweiten Hüllzelle zu erkennen (*Nu 2*). Am oberen Rand des Bildes haben die Dendriten Cilienstruktur (*Ci*) angenommen. Vergr. 3700 x

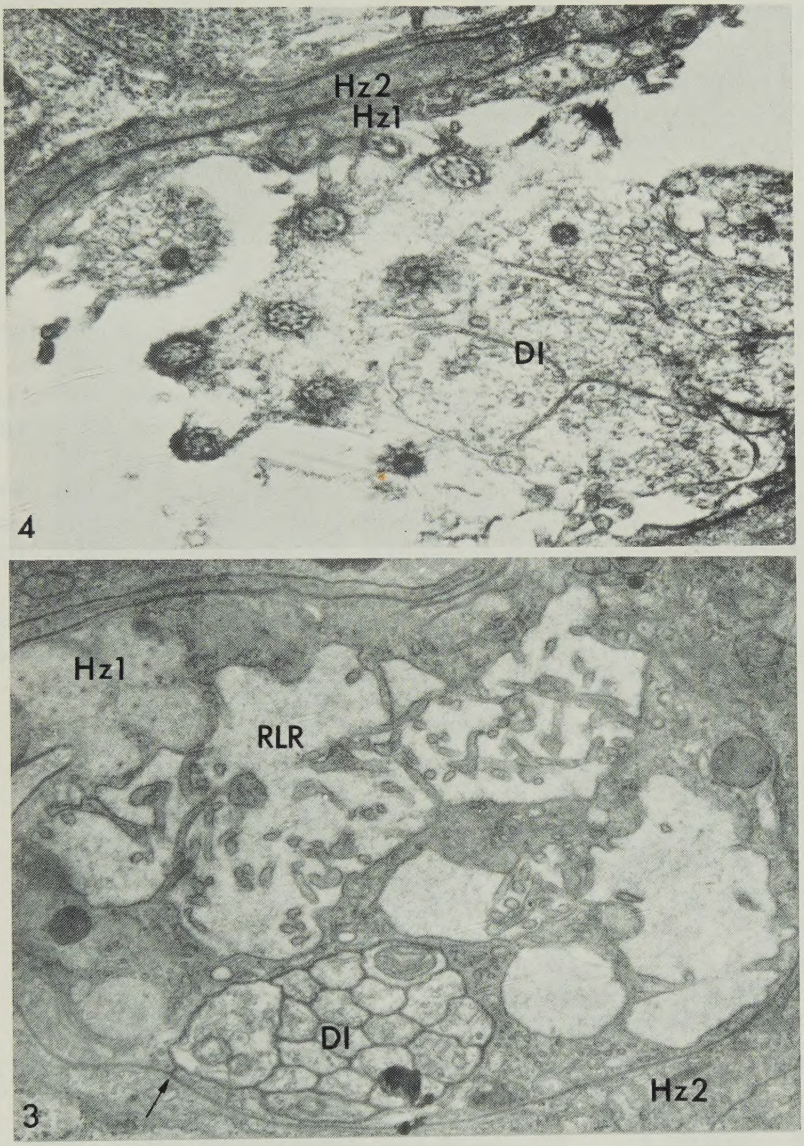


Abb. 3. Querschnitt durch die Dendriteninnenglieder (*DI*), in denen einzelne Mitochondrien erkennbar sind, unmittelbar vor dem Eintritt in den Receptorlymphraum (*RLR*), der von der innersten Hüllzelle (*Hz 1*) gebildet wird. Der Pfeil deutet auf die Naht dieser Zelle. Vergr. 15000 x

Abb. 4. Schrägschnitt durch die Dendriteninnenglieder, die dicht mit kleinen Vesikeln angefüllt sind, unmittelbar nach ihrem Eintritt in den Receptorlymphraum. Es sind mehrere in verschiedenen Ebenen quergeschnittene Basalkörper zu erkennen; zum Teil sind die proximal gelegenen Wurzelfäden getroffen. Vergr. 19000 x.

Die Kerne der Sinneszellen sind ziemlich regelmäßig oval geformt und messen etwa 3 x 6 μm. Das Cytoplasma ist reich an Mitochondrien, Golgiapparaten und kleinen Vesikeln.

Die Dendriten verlassen die Sinneszellen an deren Apikalpolen, legen sich sofort aneinander und ziehen als kompaktes Bündel in Richtung Haarbasis (Abb. 2). Ihr Querschnitt ist unregelmäßig; der Einzeldurchmesser beträgt etwa 0,5 bis 0,8 μm und der Gesamtdurchmesser 2,5–3,5 μm (Abb. 3). Mitochondrien und kleine Vesikel sind häufig zu finden. Die einzelnen Dendriten sind nicht umeinander verdreht, sie verlaufen vielmehr ziemlich genau parallel. Allerdings zeigt das Gesamtbündel mitunter einen stark gewundenen Verlauf. Ungefähr 16–25 μm distal von den Sinneszellkörpern verringern sämtliche Dendriten ihren Durchmesser abrupt, nachdem sie von der direkten Richtung auf die Haarbasis zu ein kurzes Stück nach der Seite abgewichen waren (Abb. 2). In diesem Bereich findet man mehrere auffällige Differenzierungen:

1. Die Dendriten werden etwa 0,5–1 μm vor ihrer Verengungsstelle durch Desmosomen verbunden (Abb. 5a).
2. Sie enthalten hier besonders viele Vesikel von etwa 0,08 μm Durchmesser (Abb. 4 und 5). Derartige Vesikel sind häufig in den Dendriten von Insektensensillen gefunden worden (Zusammenfassung bei Marshall, 1973).
3. Jeder besitzt 2 Basalkörper von ca. 0,16 μm Durchmesser und 0,16 μm Länge in Tandemanordnung, die einen Abstand von ca. 1 μm haben (Abb. 5b) und manchmal schräg zueinander gelagert sind. In Abbildung 4 erkennt man die typische 9+0-Struktur mehrerer in verschiedenen Ebenen geschnittener Basalkörper.

Von den Basalkörpern ziehen Wurzelfäden mit einer Querstreifungsperiode von ca. 0,05 μm in proximaler Richtung (Abb. 5b). Schmidt (1969b) fand in Scolopidialorganen von *Chrysopa* Wurzelfäden mit einer Periode von 0,064 μm.

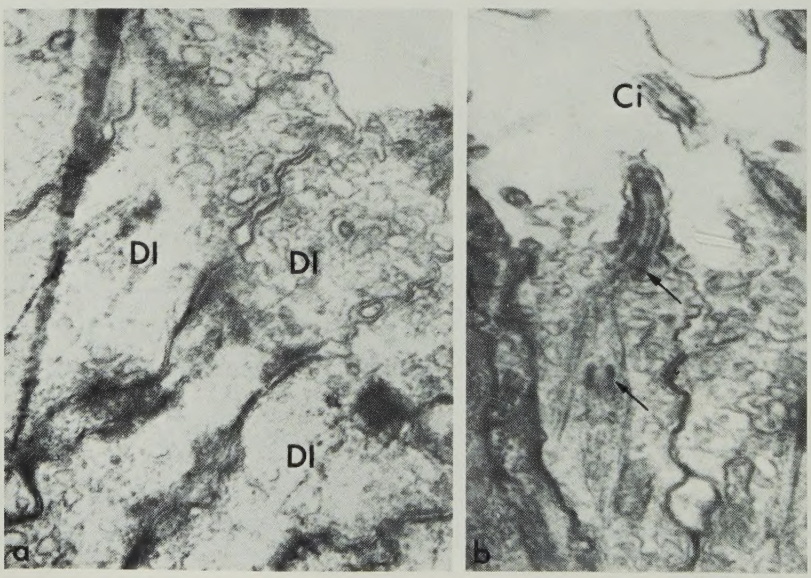


Abb. 5a u. b. Längsschnitte durch die distalen Enden der Dendriteninnenglieder, in denen man zahlreiche kleine Vesikel erkennt. (a) Zwischen den Dendriten sind deutlich die desmosomalen Verbindungen zu erkennen. Vergr. 27000 x. (b) Übergang eines Dendriteninnengliedes in den ciliären Abschnitt des Außengliedes. Die Basalkörper sind durch Pfeile markiert; der proximale wird von den Wurzelfäden des distalen umgriffen. Vergr. 18000 x

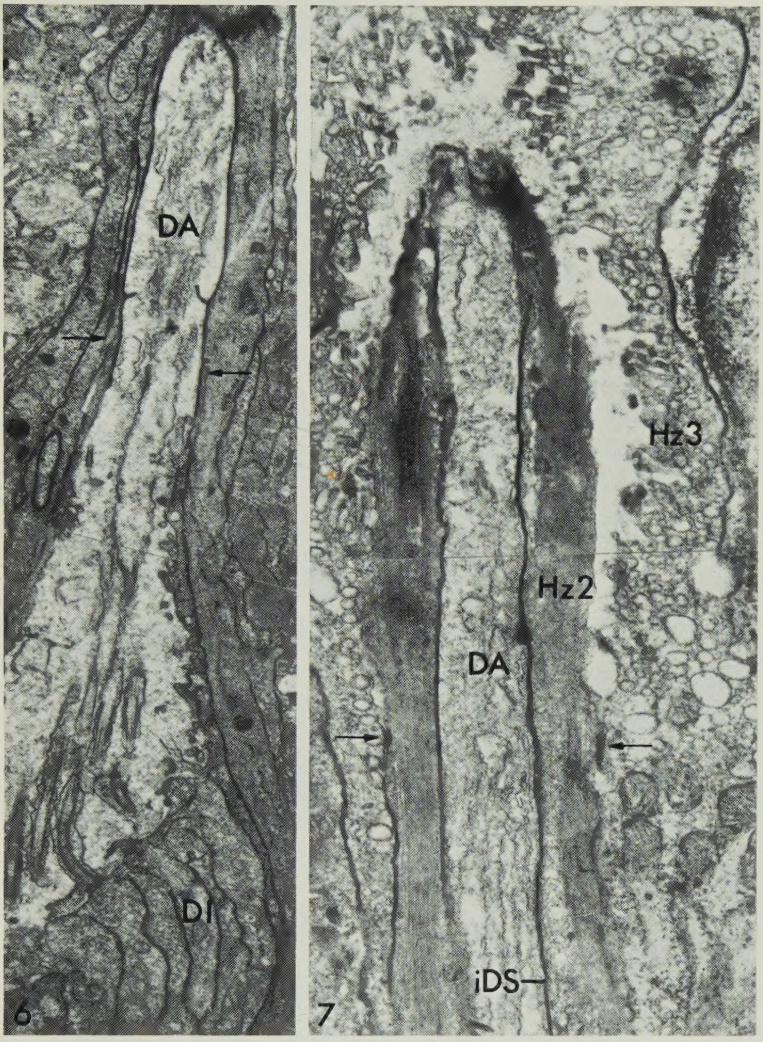


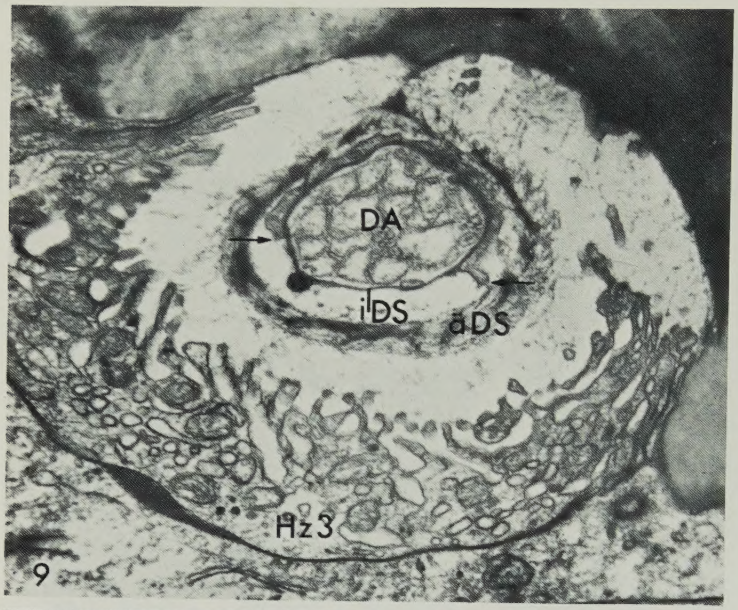
Abb. 6 und 7. Längsschnitte durch die Dendritenaußenglieder (*DA*), die durch die innere Dendritenscheide (*iDS*) eingeschlossen werden

Abb. 6. Die Pfeile markieren das distale Ende der innersten Hüllzelle, das bereits der inneren Dendritenscheide aufliegt. Diese zeigt etwas proximal von diesem Bereich zwei Vorsprünge nach innen. Zwischen den Microtubuli der ciliären Abschnitte der Außenglieder sind die Querspeichen erkennbar. Vergr. 9000 x

Abb. 7. Die Pfeile markieren die Desmosomen zwischen zweiter und dritter Hüllzelle. Die *Hz 2* enthält zahlreiche, parallel verlaufende Microtubuli. Die dritte Hüllzelle (*Hz 3*) enthält Mitochondrien, kleine Vesikel und verfügt über eine stark vergrößerte Oberfläche. Vergr. 12000 x

Den Abschnitt vom Sinneszellkörper bis zum distalen Basalkörper bezeichnet man als „Dendriteninnenglied" (Hansen u. Heumann, 1971) oder „Innensegment" (Thurm, 1964), den folgenden als „Außenglied" bzw. „Außensegment".

Über dem distalen Basalkörper entspringt auf jedem Dendriten ein Cilium von ca. 0,25 μm Durchmesser und typischem 9+0-Querschnitt. Im Mittelpunkt der Basalkörper



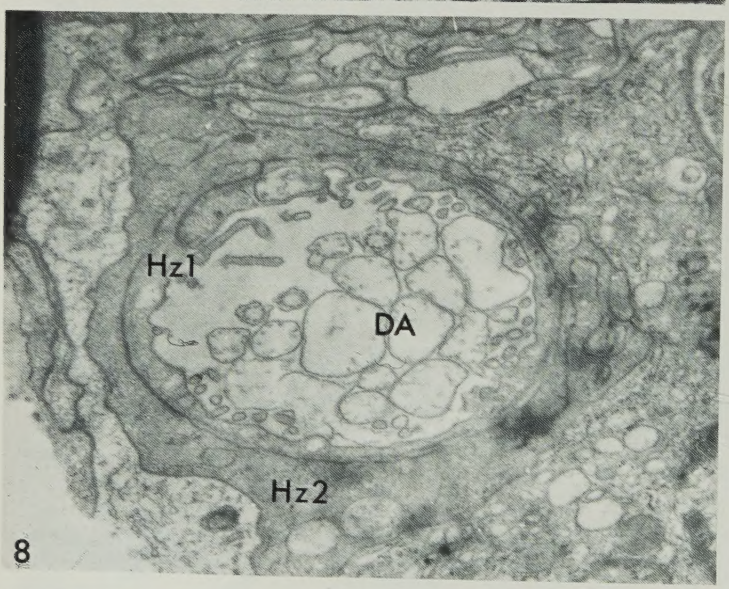


Abb. 8. Querschnitt durch den Bereich des Receptorlymphraumes, in dem die Dendritenaußenglieder ihre Cilienstruktur verlieren und ihren Umfang erweitern. Vergr. 15000 x

Abb. 9. Schrägschnitt durch die Dendritenaußenglieder unmittelbar unterhalb der Cuticula. Die *Hz 3* bildet hier einen weiteren Hohlraum, gegen den die Dendriten durch die innere Scheide abgeschlossen sind. Der dorsal aufliegende Ausläufer der *Hz 2* erstreckt sich zwischen den beiden Pfeilen. Die umgebende, locker strukturierte äußere Dendritenscheide (*äDS*) ist dorsal an der Cuticula befestigt. Vergr. 15000 x

bzw. Cilien erscheint oft ein feiner, dunkler Fleck (Abb. 4 und 8). Im Längsschnitt erkennt man zwischen den peripheren Microtubuli querverlaufende fibrilläre Strukturen („Afzelius-Speichen", Schneider, 1973) (Abb. 6).

Die Cilien verlaufen höchstens 1 µm in der letzten Richtung der Innenglieder weiter (Abb. 6), biegen dann in einem Winkel von maximal 90° um und schwellen nach weiteren 2–4 µm mehr oder weniger stark an, wobei sie die meisten Microtubuli verlieren (Abb. 8).

Die 18 Außenglieder ziehen nun, dicht zusammenliegend und sich allmählich verjüngend, in einem sanften Bogen etwa 15–20 µm weiter bis zur Haarbasis. Ihr weiterer Verlauf soll zusammen mit dem cuticulären Apparat des Sensillums beschrieben werden.

III. Die Hüllzellen und cuticulären Scheiden

Pro Sensillum konnte ich deutlich 3 konzentrisch angeordnete Hüllzellen erkennen, die die Dendriten über unterschiedlich weite Strecken einschließen. Es konnten nur die Kerne der beiden inneren gefunden werden. Diese liegen etwa zu beiden Seiten der Dendriteninnenglieder (Abb. 2).

Besonders auffällig ist die innerste Hüllzelle („HZ 1"). Ihr riesiger Zellkörper, der 8–12 µm Durchmesser hat, erstreckt sich über die gesamte Länge der Dendriteninnenglieder (ca. 16–25 µm) (Abb. 2). Diese Zellen stellen volumenmäßig einen ganz wesentlichen Anteil der Antennenepidermis dar; die Struktur ihres Cytoplasmas hebt sie gegenüber allen anderen Zellen deutlich hervor.

Der etwa zentral gelegene Kern der HZ 1 ist groß und kugelig, sein Durchmesser beträgt etwa 5–6 µm (Abb. 2). Das Chromatin ist in geringer Dichte hauptsächlich an der Peripherie verteilt, und der Nucleolus (es können auch mehrere vorhanden sein) ist sehr groß.

Das Cytoplasma ist reich an granulärem Endoplasmatischem Reticulum, das in distaler Richtung in zahlreiche größere Vesikel übergeht, die die Zelle ziemlich vollständig ausfüllen. Diese sind um einen extrazellulären Hohlraum angeordnet, dessen Wand dicht mit langen Microvilli besetzt ist (Abb. 2 und 3). Ich will ihn vorerst als „Receptorlymphraum" bezeichnen (Nicklaus et al., 1967). Er verengt sich in distaler Richtung, um sich gleich wieder zu erweitern und in einen äußeren Abschnitt überzugehen (Abb. 2 und 6). In diesen treten schräg die Distalenden der Dendriteninnenglieder ein; sie ragen nur ein kurzes Stück vor, um sich dann als Außenglieder fortzusetzen (Abb. 2 und 4–6). Etwas proximal vor ihrer Einmündungsstelle sind sie durch Desmosomen mit der HZ 1 verbunden.

Der Receptorlymphraum verengt sich jetzt allmählich, und sein Besatz mit Microvilli wird reduziert (Abb. 6). Gleichzeitig wird die HZ 1 immer schlanker und nimmt die Gestalt eines Schlauches an, dessen distaler Abschnitt das Proximalende einer „Dendritenscheide" (Ernst, 1969; „cuticular sheath", Slifer et al., 1957) einschließt (Abb. 6). Die Dendritenaußenglieder treten in diese Scheide ein. Die Wandung ist dünn, aber nicht durchbrochen und wird durch einen nach innen vorspringenden Cuticularing verstärkt (Abb. 6).

Die Scheide verjüngt sich bis zur Haarbasis und zieht dann mit den in ihr liegenden Dendritenaußengliedern in den Haarschaft hinein. Die weitere Beschreibung erfolgt zusammen mit dem cuticulären Apparat des Haares. Im folgenden soll sie als „innere Dendritenscheide" bezeichnet werden.

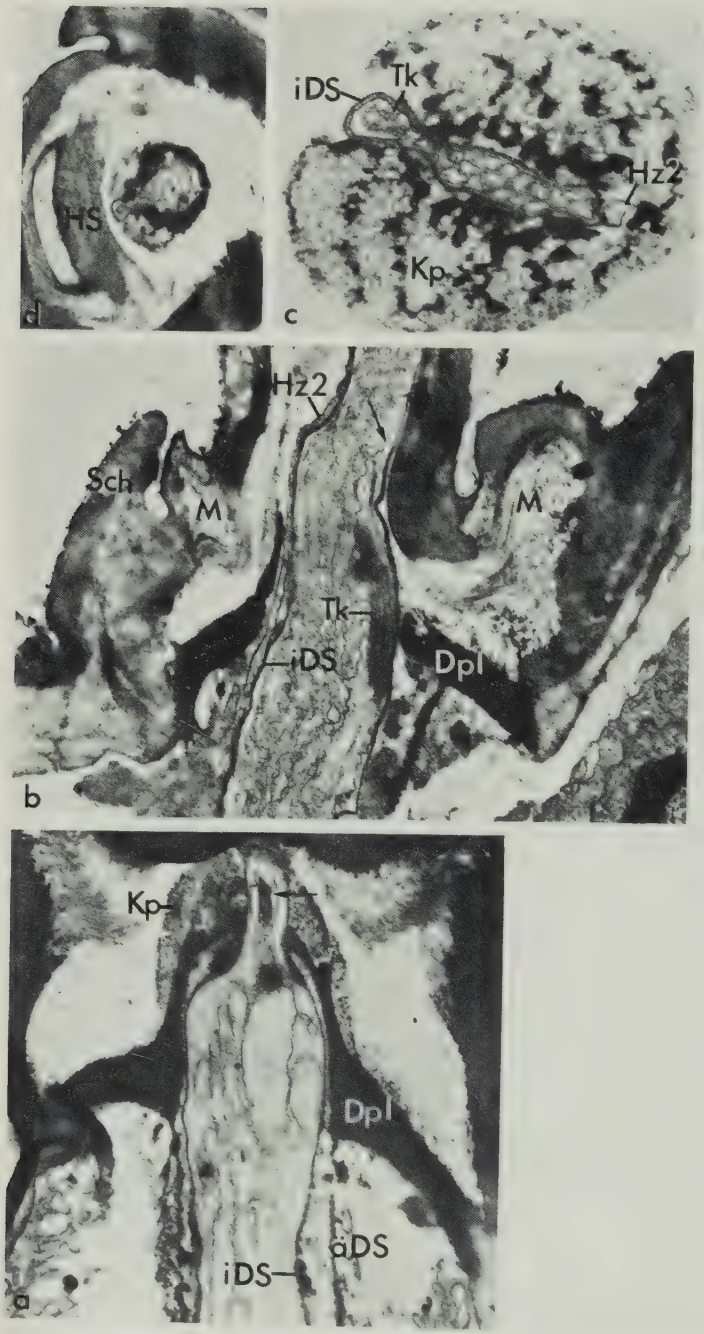


Abb. 10a–d. Schnitte durch die Sensillenbasis. (a) Dieser Längsschnitt zeigt den Durchtritt der inneren Dendritenscheide mit den eingeschlossenen Dendriten durch die Deckplatte (*Dpl*), mit der die äußere Scheide verwachsen ist. Dorsal sitzt eine Kappe (*Kp*) aus körnig erscheinendem Material auf. Der Pfeil weist auf einen kurzen Anschnitt des Tubularkörpers im mechanosensitiven Dendriten. Vergr. 12000 x. (b) Dieser Schnitt liegt parallel zur Antennenlängsachse ungefähr 90° zu (a).

Eine weitere Hüllzelle (HZ 2) umschließt HZ 1. Im Bereich ihres Kernes, der in seiner Form den Nuclei der Sinneszellen ähnelt, aber ärmer an Chromatin ist, hat sie einen etwas größeren Umfang (Abb. 2), hüllt HZ 1 an dieser Stelle aber nicht vollständig ein. In distaler Richtung legt sie sich der Inneren Dendritenscheide an und umschließt sie für eine Strecke von etwa 12 µm (Abb. 6 und 7). Die Zelle wird über 15–16 µm von außerordentlich vielen parallel verlaufenden, dicht gelagerten Microtubuli erfüllt (Abb. 7).

Die von der HZ 2 gebildete Röhre beginnt sich jetzt zu öffnen und die innere Dendritenscheide von deren Ventralseite her allmählich freizugeben (Abb. 9). Im Bereich der Haarbasis ist die Zelle zu einem etwa 0,2–0,4 µm dünnen Ausläufer zusammengeschrumpft, der in den Haarschaft hineinzieht und zusammen mit diesem weiter beschrieben werden soll (Abb. 10b u. c).

Eine weitere Hüllzelle (HZ 3) legt sich außen um HZ 2 (Abb. 7). Etwa 8 µm distal vom Anfang der inneren Dendritenscheide sind beide Zellen durch Desmosomen verbunden (Abb. 7). Eine solche Verbindung fehlt offenbar zwischen HZ 1 und 2! Die beiden äußeren Hüllzellen weichen jetzt nach distal auseinander und geben einen zweiten – extrazellulären – Hohlraum frei, der bis unter die Haarbasis reicht. In diesen läßt HZ 3 zahlreiche Fortsätze ragen, die wie sehr unregelmäßig gebaute Microvilli aussehen; die Zelle enthält in diesem Bereich sehr viele kleine Vesikel und eine Anzahl Mitochondrien (Abb. 7 und 9).

In diesem zweiten Hohlraum, zwischen HZ 2 und 3, findet man eine weitere Cuticulascheide, die die innere in einem Abstand von 0,2–0,3 µm umgibt (Abb. 9 und 10a). Sie zieht bis zur Haarbasis und ist in proximaler Richtung der Antenne durch einen schmalen Steg zusätzlich von innen an der Cuticula befestigt (Abb. 9 und 13). Ihre Wand besteht aus einem lockeren, faserigen Gefüge, das mitunter mit den Microvilli der HZ 3 in Verbindung steht. Sie soll als „äußere Scheide" bezeichnet werden.

HZ 3 endet unterhalb der Haarbasis, HZ 2 zieht als dünner Strang zwischen innerer und äußerer Scheide, ersterer von dorsal aufliegend, in das Haar (Abb. 10b).

IV. Die Haarbasis

In diesem außerordentlich kompliziert aufgebauten Bereich weist die Cuticula eine runde Öffnung von etwa 3–5 µm Durchmesser auf. Meso- und Endocuticula werden ganz abrupt dünner und bilden eine Deckplatte von ca. 0,5–0,8 µm Dicke, die diese Öffnung nach außen verschließt (Abb. 10a u. b). Die Platte ist manchmal flach, manchmal leicht aufgewölbt; ihr Material erscheint ebenso dunkel kontrastiert wie das der Exocuticula.

In der Mitte verschmilzt die Platte mit der äußeren Cuticulascheide und dem vorher beschriebenen zusätzlichen Aufhängeapparat oder Steg. Die Scheide bildet einen Kanal durch die Platte, wächst quasi hindurch und erhebt sich noch ca. 1–2 µm darüber (Abb. 10a u. b). Ihre Wand ist unmittelbar nach dem Durchtritt sehr kräftig und durch zahl-

Der Tubularkörper (*Tk*) ist über eine längere Strecke angeschnitten; der mechanosensitive Dendrit endet etwa im Bereich des Pfeiles. Die *Hz 2* zieht als dünner Strang zwischen Deckplatte und innerer Scheide ins Haarlumen. Links erhebt sich die Schuppe (*Sch*); der an der Basis deutlich asymmetrisch gebaute Haarschaft (vergl. Abb. 1b) hängt in der fibrillären Membran (*M*). Vergr. 15000 x. (c) Querschnitt durch die Kappe mit den eingebetteten dunkel kontrastierten Strukturen des Stützgerüstes. Im Tubularkörper sind nur relativ wenige Microtubuli erkennbar. Vergr. 27000 x. (d) Querschnitt durch den gleichen Bereich; der vorspringende Haarschaftunterrand (*HS*) liegt sehr nahe an dem vorspringenden Teil der inneren Dendritenscheide, in dem sich der mechanosensitive Dendrit befindet. Vergr. 9000 x

reiche aufgelagerte Stege verstärkt, wird dann gitterartig durchbrochen und läuft distal, also 1–2 μm oberhalb der Platte, in einzelne Stäbe aus. Dieser gesamte Abschnitt wird durch eine Kappe aus schwach kontrastierbarem, krümelig bis faserig erscheinendem Material eingehüllt, das alle Zwischenräume durchdringt (Abb. 10a, c u. d). Ich will diesen Apparat „Stützgerüst" nennen. Das Proximalende des Haarschaftes umgibt den distalen Abschnitt dieses Gebildes (Abb. 10b u. d).

Die Abbildungen 15 und 16 geben diesen Bereich als gesonderte Rekonstruktionen wieder und sollen dem besseren Verständnis der folgenden Beschreibungen dienen.

Durch die Öffnung in der Deckplatte zieht die innere Dendritenscheide mit den von ihr eingeschlossenen Außengliedern und dem ihr aufliegenden Ausläufer der HZ 2. Etwa 0,4 μm unterhalb der Deckplatte beginnt der am weitesten vom HZ 2-Ausläufer entfernt liegende Dendrit, sich zu differenzieren. Er bildet einen Tubularkörper (Thurm, 1964) aus, der etwa 0,15 μm im Querschnitt und in der Länge 1,5 μm mißt. Er verfügt über relativ wenige Microtubuli (Abb. 10c). Beim Durchtritt durch die Deckplatte nimmt die innere Scheide einen deutlich schlüsselloch- bis „8"-förmigen Querschnitt an, die Längsachse davon liegt parallel zur Antennenachse (Abb. 10c u. d). Die Scheide erhält dadurch 2 Lumina, die miteinander in offener Verbindung stehen. Das umfangreichere Lumen enthält 17 Dendritenaußenglieder von ca. 0,1 μm Durchmesser ohne erkennbare Differenzierungen. Das kleinere, in Richtung zur Antennenspitze gelegene Lumen enthält den Dendriten mit dem Tubularkörper. Stützgerüst und Kappe schmiegen sich dicht an die innere Scheide an und umgreifen ihre Einschnürung fest, geben aber den Teil mit dem Tubularkörper frei (Abb. 10a, c u. d).

Beim Eintritt in den Haarschaft bietet sich folgendes Bild: der Teil der inneren Scheide, der den Dendriten mit dem Tubularkörper enthält, ragt praktisch frei in das Haarlumen und stößt von innen an den Haarschaftunterrand, der nach innen vorragt (Abb. 10b u. d). Der Dendrit mit dem Tubularkörper endet hier. Der übrige Teil der inneren Scheide tritt distal aus Kappe und Stützgerüst aus und verändert seine Form vollkommen.

V. Der Haarschaft

Die äußere Beschaffenheit des Schaftes wurde bereits beschrieben. Die Wandstärke an der Basis beträgt etwa 0,7–1 μm. An der dem Tubularkörper benachbarten Seite ist die Wand verdickt, leicht nach unten verlängert und springt nach innen vor; auf der gegenüberliegenden Seite ist sie nach außen gebogen (Abb. 1b und 10b u. d). Der Schaft ist in einer kräftigen fibrillären Membran aufgehängt, deren Fibrillen nach innen in die Haarwand, nach außen in die Exocuticula übergehen (Abb. 10b). Diese senkt sich hier ein und bildet einen Verstärkungsring (Abb. 10b). Nach oben liegt der Membran eine dünne Schicht Exocuticula auf, die ebenfalls in die Haarwand übergeht. Bis zur Spitze verringert sich die Wandstärke des Haares auf ca. 0,12 μm.

Im Haarlumen liegen der Ausläufer der HZ 2, die innere Dendritenscheide und darin 17 Dendritenaußenglieder von etwa 0,1–0,2 μm Durchmesser, die vereinzelte Microtubuli enthalten (Abb. 11a). Die Scheide geht unmittelbar nach ihrem Eintritt ins Haar aus ihrem schlüssellochförmigen Querschnitt in einen quer dazu liegenden halbkreisförmigen über (Abb. 11a und 15). Sie erfüllt jetzt die in Richtung auf die Antennenspitze befindliche Hälfte des Haarlumens und legt sich der Haarwand von innen dicht an (Abb. 11a). In der freibleibenden Hälfte liegt der Ausläufer der HZ 2, dessen Umfang hier wieder zugenommen hat, besondere Strukturen sind darin nicht erkennbar. Die Cuticulascheide erweitert

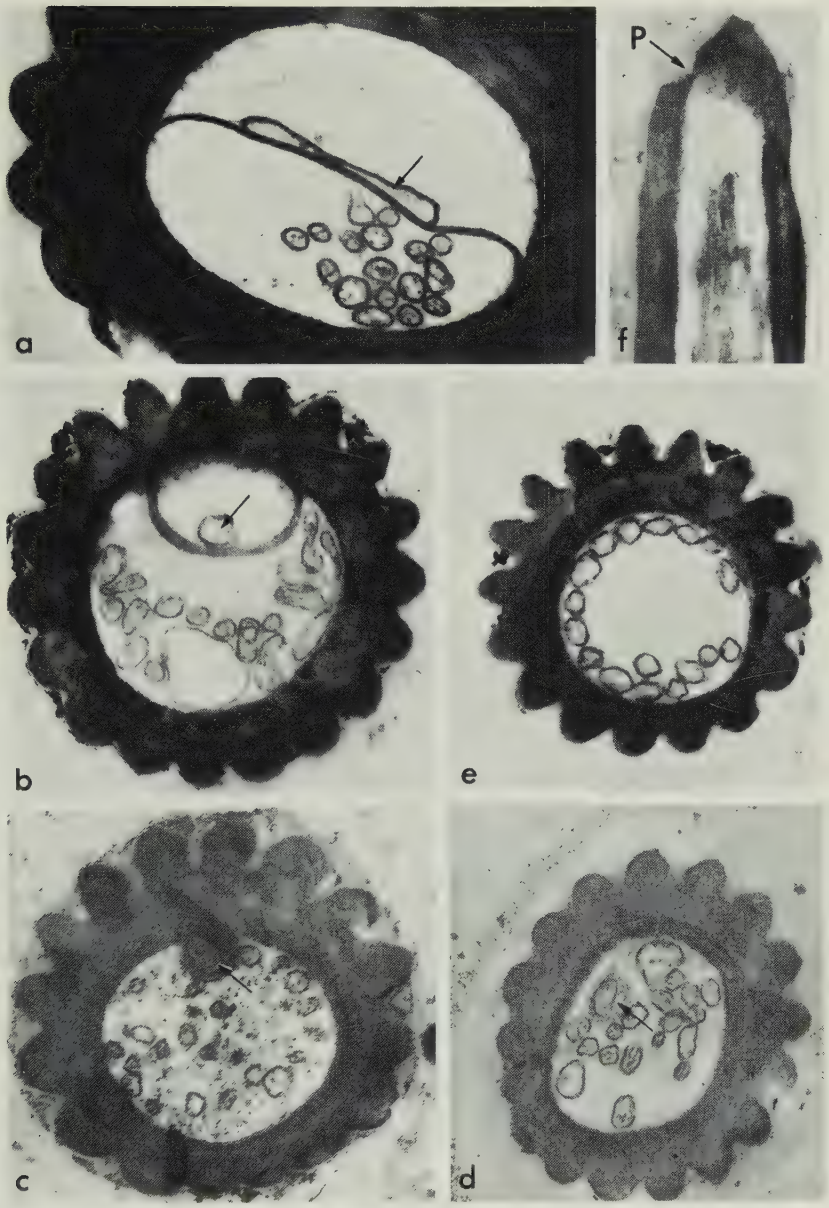


Abb. 11a–f. Schnitte durch verschiedene Bereiche des Sensillenschaftes, nicht alle vom gleichen Präparat. Basal beginnend bei (a). In (a) –(d) wird der Ausläufer der zweiten Hüllzelle durch Pfeile markiert. Vergr. 27000 x. (a) Querschnitt durch den Sensillenschaft dicht über der Antennenoberfläche. Die Dendritenaußenglieder enthalten einzelne Microtubuli. Die innere Dendritenscheide teilt das Haarlumen. (b) Querschnitt etwa durch den mittleren Bereich des Haarschaftes. Die Dendritenscheide beginnt, sich allmählich um die *Hz 2* zu schließen. (c) Querschnitt distal von (b). Die *Hz 2* ist ganz von der Dendritenscheide eingehüllt, die sich stellenweise deutlich von der Haarwand unterscheiden läßt. (d) Querschnitt distal von (c). Die innere Dendritenscheide hat eine geschlossene Röhre um *Hz 2* gebildet, die ins Haarinnere verlegt und nur noch durch einen schmalen Steg mit der Haarwand verbunden ist. (e) Querschnitt durch den distalen Bereich des Haares. Die 17 Dendritenaußenglieder sind an die Peripherie gerückt, der Ausläufer der *Hz 2* ist nicht mehr vorhanden. (f) Längsschnitt durch die Haarspitze, der Pfeil markiert den Bereich der Pore (*P*), die nur am Rande angeschnitten ist. Die Dendritenaußenglieder scheinen nicht ganz bis zur Pore zu ziehen

ihren Umfang im folgenden so, daß sie das gesamte Haarlumen ausfüllt und für HZ 2 nur mehr eine kleine Rinne freiläßt, die sich schließlich noch zu einer Röhre von ca. 0,2 μm Durchmesser einstülpt, in der der Zellausläufer liegt (Abb. 11b–d). Bis hierhin hebt sich die Wand der Scheide deutlich von der des Haares ab. Weiter distal kann man sie nicht mehr regelmäßig unterscheiden; es ist nicht geklärt, wie weit HZ 2 und Scheide im Haar nach distal reichen. Zuletzt legen sich die 17 Dendritenaußenglieder der Haarwand von innen gleichmäßig verteilt an (Abb. 11e). Sie enden etwa 0,6 μm unterhalb der Haarspitze wieder dicht zusammenliegend; ihr Durchmesser beträgt hier ungefähr 0,06 μm (Abb. 11f).

VI. Befunde an der Exuvie und am neugebildeten Sensillum

Bei der Antennenexuvie ist die Exocuticula im elektronenmikroskopischen Bild unverändert; von den inneren Cuticulaschichten ist etwa 1/3 verschwunden, der Rest stark zerfasert (Abb. 13). Der cuticuläre Apparat ist vollkommen erhalten: Schaft, Deckplatte, Cuticulascheiden, Stützgerüst sowie Kappe und Aufhängemembran. Niemals fanden sich jedoch irgendwelche Reste von Zellen. Cuticulascheiden und die flankierenden Drüsenausführgänge zeigen im Schnittbild ihre normale Gestalt (Abb. 13).

Betrachtet man die frisch gehäutete Antenne selbst, so findet man im Schnittbild nur die Exocuticula, Meso- und Endocuticula scheinen noch zu fehlen. Der Sensillenschaft ist fertig ausgebildet, ebenso die innere Dendritenscheide mit den darin verlaufenden Außengliedern (Abb. 12a u. b), von denen eines bereits an entsprechender Stelle den Tubularkörper ausgebildet hat. Deckplatte und äußere Scheide fehlen noch vollständig.

Die Hüllzellen haben folgenden Aufbau (Abb. 12a u. b): HZ 1 besitzt im Bereich des Receptorlymphraumes keine Microvilli; das Ergastoplasma liegt noch in Form zahlreicher unregelmäßig gestalteter Vakuolen vor. Das Fehlen des Microvillibesatzes im Recptorlymphraum frisch gehäuteter Insektensensillen beschrieben auch Schmidt u. Gnatzy (1971). Die HZ 2 verläuft als geschlossene Röhre, die wesentlich dicker als beim fertig ausgebildeten Organ ist, bis zum proximalen Ende des Haarschaftes, um sich dort zu einem einfachen Strang zu reduzieren; dessen Umfang ist allerdings noch so groß, daß die Zelle die gesamte, von der inneren Cuticulascheide freigelassene Hälfte des Haarlumens einnimmt. An der Haarbasis scheint bereits die Sezernierung von Stützgerüst und Kappe zu beginnen. In Abbildung 12b erkennt man in der HZ 2, von Einstülpungen ihrer äußeren Zellmembran umgeben, ein etwas lektronendichter erscheinendes Material. HZ 3 umschließt HZ 2 ganz dicht und reicht bis unmittelbar unter die Aufhängemembran des Haares. Das Cytoplasma der Hüllzellen enthält granuläre, schwach elektronendichte Einschlüsse.

Es war nicht genau festzustellen, ob in diesem Entwicklungsstadium noch eine 4. Hüllzelle unterhalb des Haarsockels vorhanden ist, die die HZ 3 umgibt.

D. Diskussion

I. Mechanoreceptorfunktion

Das Haar ist über eine fibrilläre Membran in einem Cuticulabecher aufgehängt. Es ist leicht ablenkbar, schwingt ebenso leicht in seine Ausgangsposition zurück und verfügt über einen außerordentlich elastischen und mechanisch beanspruchbaren Schaft.

Das Vorhandensein eines Tubularkörpers weist das Haar als mechanosensitiv aus. Ein solcher ist regelmäßig in untersuchten Arthropoden-Mechanoreceptoren gefunden

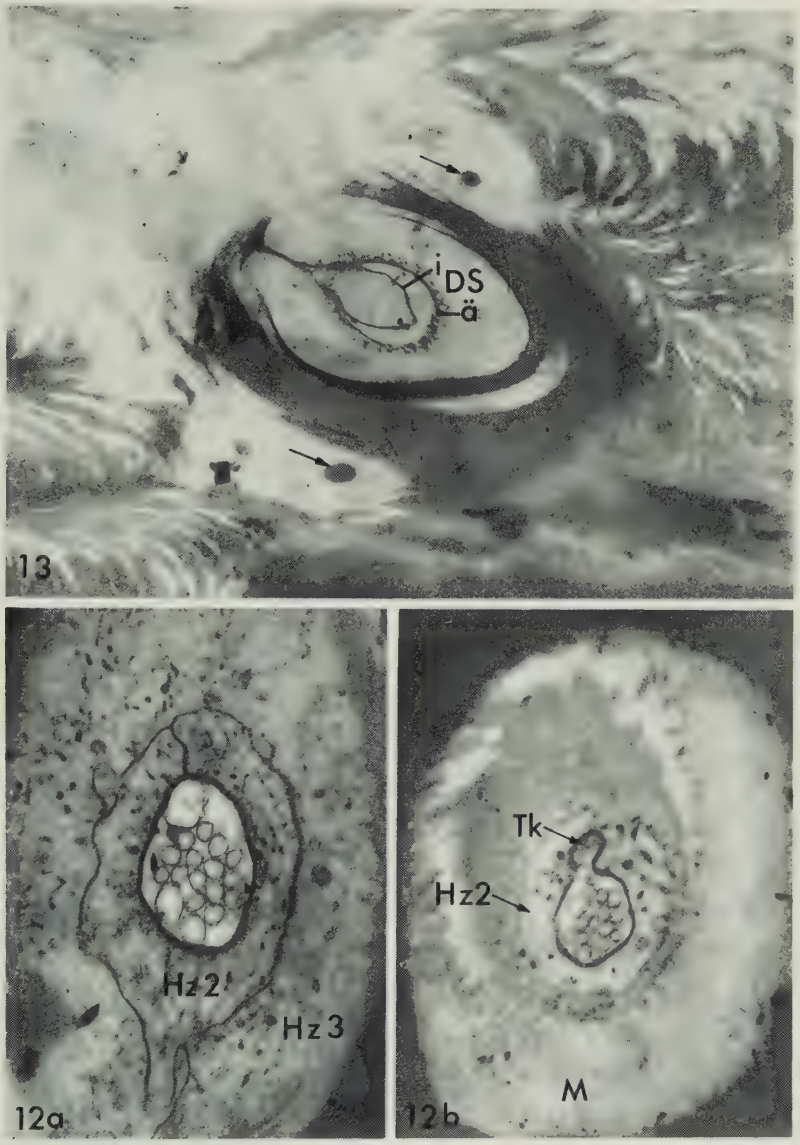
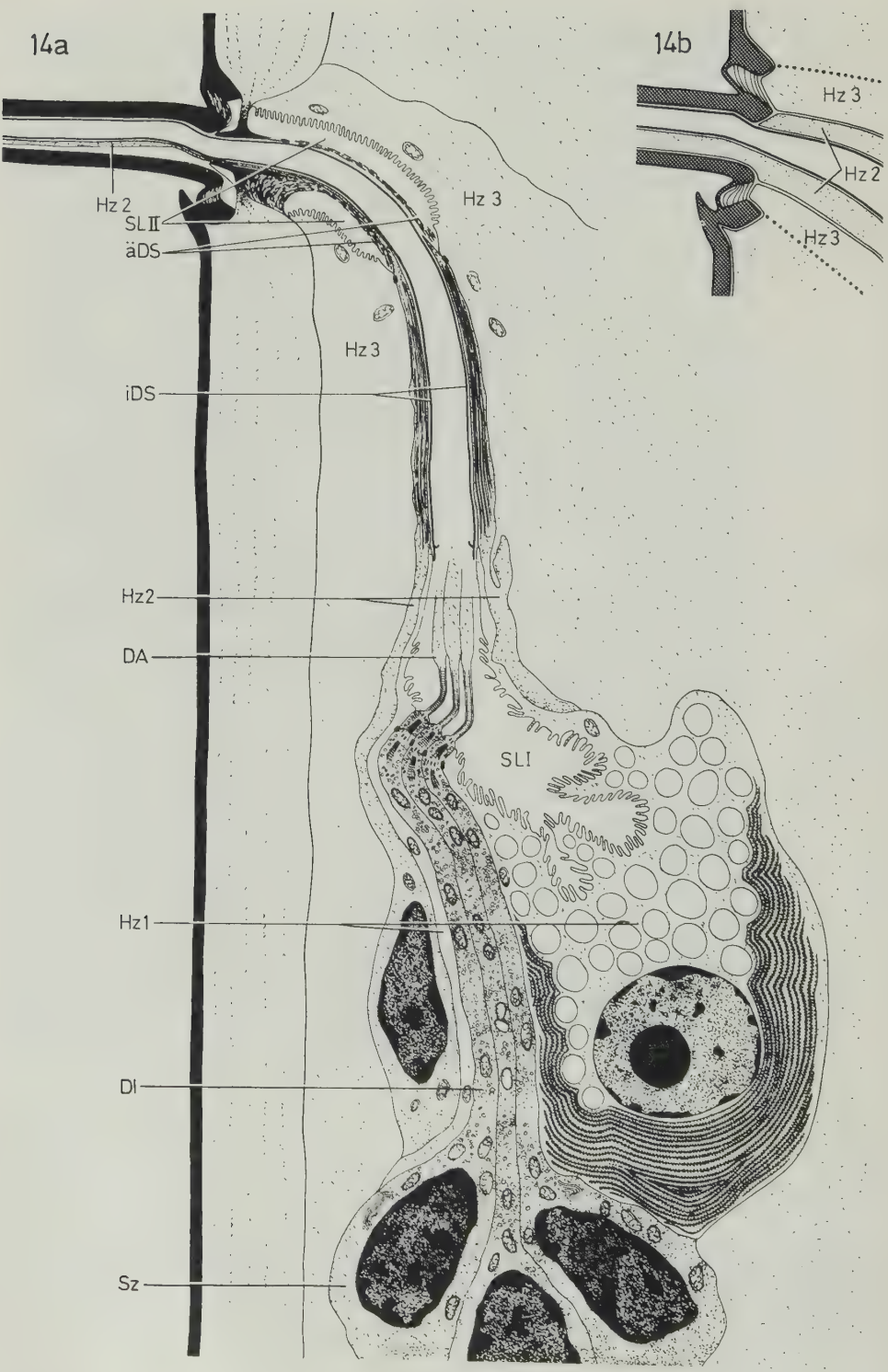


Abb. 12a u. b. Querschnitte durch das Dendritenbündel dicht unterhalb der Haarbasis beim frisch gehäuteten, noch im Aufbau befindlichen Sensillum. Vergr. 12000 x. (a) Schnitt unterhalb des Tubularkörperbereichs. Die beiden äußeren Hüllzellen sind noch recht kompakt ausgebildet. Der mechanosensitive Dendrit ist in der oberen Bildhälfte gelegen, sein Durchmesser ist deutlich größer. (b) Schnitt durch den Tubularkörperbereich. In den tiefen Einfaltungen der *Hz 2* scheint bereits Material des späteren Stützgerüstes abgelagert zu sein. Die Aufhängemembran (*M*) des Haares ist fertig ausgebildet

Abb. 13. Schrägschnitt durch die Basis einer Sensillenexuvie. Im Gegensatz zur zerfaserten Endo-und Mesocuticula der Antenne sind die cuticulären Bestandteile des Sensillums gut erhalten; die äußere Dendritenscheide ist noch zusätzlich an der Cuticula des Haarsockels befestigt. Die Pfeile markieren die beiden flankierenden Drüsenausführgänge. Obwohl die Exuvie ganz frisch ist, sind keinerlei Spuren von Zellen vorhanden. Vergr. 4800 x


14a
14b
Hz 3
Hz 2
Hz 3
Hz 2
SLII
äDS
Hz 3
iDS
Hz2
DA
SLI
Hz1
Dl
Sz

worden; er kann allerdings sehr unterschiedlich aufgebaut sein (vergl. z.B. Schmidt, 1969b; Gaffal u. Hansen, 1972). Moran u. Varela (1971a) konnten eine Bedeutung der Microtubuli für die Aufnahme mechanischer Reize nachweisen. Thurm (1964b) konnte eine deutliche Kompression des Tubularkörpers bei reizwirksamer Abbiegung von Borstenfeld-Sensillen der Honigbiene feststellen.

Hinsichtlich der genauen Funktion des Tubularkörpers bestehen noch Unklarheiten. Thurm (1964b, 1965), Smith (1969) und Moran et al. (1971) neigen mehr zu der Ansicht, daß der Microtubuluskomplex eine Hauptrolle bei der Erregungsbildung in der Dendritenspitze spielt; Schmidt (1969b) und Rice et al. (1973) vermuten im Tubularkörper mehr ein Widerlager für die Dendritenmembran (Cytoskelett).

Die Anzahl der Microtubuli in den verschiedenen beschriebenen Tubularkörpern kann sehr unterschiedlich sein: sie kann bei etwa 1000 liegen (z.B. Nicklaus et al., 1968) oder bei einigen Dutzend (z.B. Rice et al., 1973), wie der in der vorliegenden Arbeit untersuchte.

Zur Reizübertragung vom Haarschaft auf den mechanosensitiven Dendriten (vergl. Abb. 15 und 16):

Man erkennt, daß das Distalende dieses Dendriten mit dem darin befindlichen Tubularkörper in einem besonderen Abschnitt der inneren Dendritenscheide liegt. Dieser Abschnitt ragt praktisch frei aus dem Stützgerüst mit der umgebenden Kappe heraus und berührt den nach innen umgebogenen proximalen Rand des Haarschaftes. Dem gegenüberliegenden, auswärts gebogenen Schaftrand liegt von innen die Kappe an. Wird das Haar in Richtung auf die Antennenspitze bewegt, so befindet sich ein Drehpunkt etwa an der Stelle, an der der Schaft in der Aufhängemembran befestigt ist. Sein kurzes, unterhalb dieses Punktes befindliches Ende stellt den kürzeren Hebelarm dar, der in entgegengesetzter Richtung ausschlägt. Bei dieser Bewegung drückt der nach innen vorspringende Haarschaftunterrand auf den herausragenden Abschnitt der inneren Dendritenscheide, die nicht rückwärts ausweichen kann, da sie von Stützgerüst und Kappe festgehalten wird. Auf diese Weise kann ein Druck auf das distale Dendritenende mit dem Tubularkörper ausgeübt werden, der zur Entstehung eines Generatorpotentials führen kann.

Die die Haarbasis umgreifende Schuppe behindert eine Auslenkung des Sensillums in Richtung auf die Antennenbasis nicht. Bei einer solchen Bewegung kann aber die beschriebene Einwirkung auf den Tubularkörper nicht zustande kommen. Bei allen geschnittenen Sensillen waren die Strukturen in der gleichen Richtung orientiert, so daß eine wirksame Reizaufnahme nur bei Ablenkung der Haare in Richtung zur Antennenspitze hin vorstellbar ist.

II. Chemoreceptorfunktion

Das Haar verfügt über die wichtigsten Charakteristika eines Kontaktchemoreceptors, nämlich eine Öffnung in der Spitze und zwei getrennte Lumina im Schaft (z.B. Hansen u. Heumann, 1971; Stürckow et al., 1973). Das eine Lumen steht direkt oder

Abb. 14. (a) Schematische Rekonstruktion des basalen Teiles eines Kontaktchemoreceptors von *Lithobius*. Der Übersichtlichkeit halber sind nur 3 der 18 Sinnneszellen eingezeichnet und die distalen Abschnitte der Dendriten weggelassen, ebenso die weiter distal liegenden Bereiche des Haarschaftes. (b) Schematische Darstellung der Verhältnisse im Bereich der Haarbasis unmittelbar nach der Häutung. Abkürzungen: *SL I* Sensillenliquorraum I, *SL II* Sensillenliquorraum II, *to Z* tormogene Zelle, *tr Z* trichogene Zelle

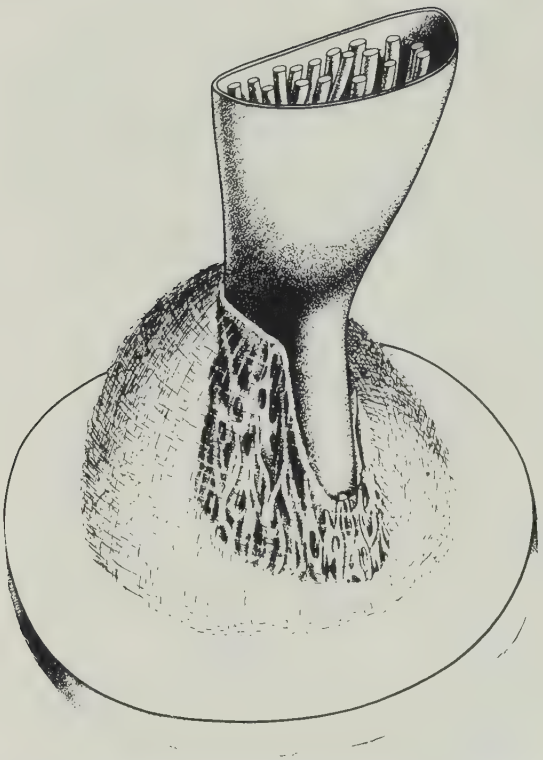


Abb. 15. Rekonstruktion des Stützapparates in der Haarbasis. Das Stützgerüst tritt aus der Deckplatte (*Dpl*) heraus; es wird von der durchsichtig dargestellten Kappe eingehüllt. Die innere Dendritenscheide mit 17 Dendritenaußengliedern ist distal abgeschnitten

indirekt mit einem von äußeren Hüllzellen gebildeten extrazellulären Hohlraum in Verbindung, durch das andere ziehen die Dendritenaußenglieder bis unter die Spitzenpore, für die Stürckow et al. (1973) sogar einen Öffnungs- und -Schließ-Mechanismus diskutieren. Ein solcher kommt jedoch im Falle des hier beschriebenen Sensillums nicht in Frage. Der Kontakt der distalen Dendritenmembran mit der Außenwelt wird durch nichts behindert.

Der Primärprozeß der Erregung bei Kontaktchemoreceptoren vom Fliegenbein ist sehr ausführlich von Hansen (1974) diskutiert worden.

Die Kombination von Kontaktchemoreceptor und Mechanoreceptor ist bei Arthropoden nicht außergewöhnlich (Übersicht bei Hansen u. Heumann, 1971; s.a. Foelix et al., 1975; Quennedey, 1975). Bei den bisher untersuchten Kontaktchemoreceptoren wurden meist um 4, selten 10, Sinneszellen gefunden (Hansen u. Heumann, 1971); Foelix et al. (1975) fanden bei der Geißelspinne *Admetus* bis zu 15 Dendriten, davon 2 mechanosensitive. Die bei *Lithobius* festgestellte Anzahl von 17 chemoreceptorischen Sinneszellen ist ungewöhnlich hoch.

Für verschiedene Kontaktchemoreceptoren konnte elektrophysiologisch nachgewiesen werden, daß sie auch auf olfaktorische Reize antworten (Kellogg, 1970; Dethier, 1972; McIver, 1974). Die Aufnahme des Riechstoffes kommt hier nur durch die

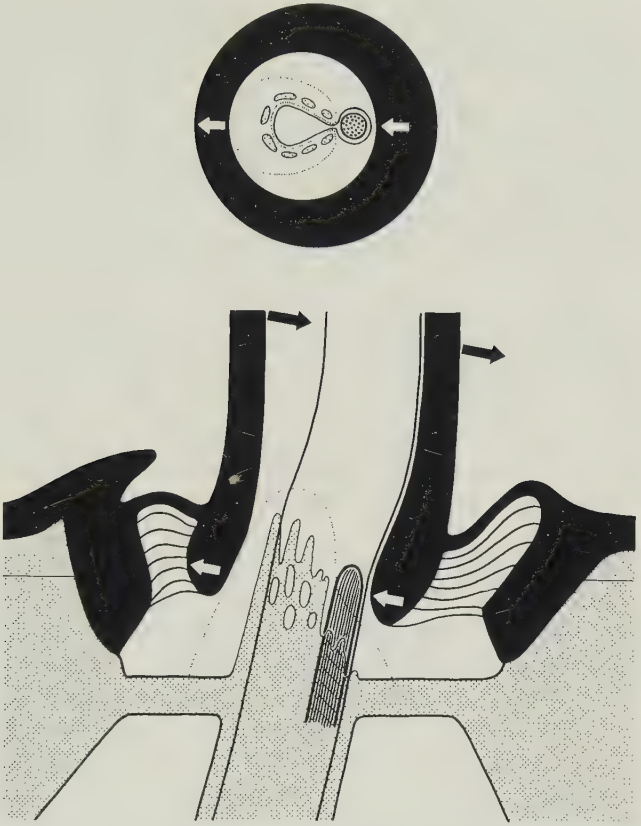


Abb. 16. Längsschnitt durch die Haarbasis. Die Pfeile geben die Bewegungsrichtung der verschiedenen Bereiche des Haarschaftes bei Auslenkung an. Die punktierte Linie markiert die Umrisse der Kappe. Der Querschnitt verläuft in der Höhe der angedeuteten waagrechten Linie etwa im Bereich der weißen Pfeile

Spitzenpore in Frage. Bei *Lithobius* konnten keine Sensillen gefunden werden. die man auf Grund ihrer Feinstruktur als Geruchsorgane deuten könnte (Keil, in Vorbereitung).

Durch Verhaltensversuche ist aber ein olfaktorischer Sinn für *Lithobius* nachgewiesen worden (Scharmer, 1935; Meske, 1961), wenn auch aus den Untersuchungen hervorgeht, daß dieser nicht besonders gut ausgebildet sein kann. Man kann ihn durch Amputation der Antenne fast total ausschalten; ein geringer Rest soll jedoch erhalten bleiben (Meske, 1961). Es besteht große Wahrscheinlichkeit, daß dieser Sinn seinen Hauptsitz in den Kontaktchemoreceptoren hat.

III. Die Hüllzellen, Hohlräume und Dendritenscheiden

Zum Sensillum trichodeum von *Lithobius* gehören 3 eindeutig nachweisbare Hüllzellen. Diese Anzahl kommt bei Arthropodensensillen sehr häufig, wenn nicht meistens, vor (Moulins 1968; Schmidt, 1969a, b, 1975; Thurm, 1970; Altner et al., 1970, 1973; Altner u. Ernst, 1974; Gnatzy u. Schmidt, 1971; Ernst, 1972 – hier tritt jedoch während der Sensillenentstehung noch eine 4. Zelle in Erscheinung).

Es soll nun versucht werden, die eindeutig nachweisbaren Hüllzellen des Sensillum trichodeum von *Lithobius* mit den verschiedenen Hüllzellen der Insektensensillen zu homologisieren.

Beim frisch gehäuteten, noch im Aufbau befindlichen Organ ist die HZ 2 innerhalb des Haarschaftes noch sehr kräftig ausgebildet, erst beim fertigen Haar wird sie zu einem dünnen Strang reduziert. Es muß sich hierbei um die trichogene Zelle handeln.

Beim unfertigen Sensillum reicht die HZ 3 direkt bis unter Sockel und Aufhängemembran des Haares, woraus sich der Schluß ergibt, daß es sich um die tormogene Zelle handelt.

Eine Hüllzelle, die innerhalb der trichogenen Zelle liegt und die Dendriteninnenglieder einhüllt, ist bei Insektensensillen wiederholt gefunden worden (Moulins, 1968; Blaney u. Chapman, 1969; Schmidt, 1969 b, 1975: „Stiftzelle"; Schmidt u. Gnatzy; Gnatzy u. Schmidt, 1971; Altner et al., 1970, 1973; Altner u. Ernst, 1974; Ernst, 1972). Die von Hansen u. Heumann (1971) beschriebene „HZ 1" ist möglicherweise auch der HZ 1 im Sensillum trichodeum von *Lithobius* homolog; zum mindesten steht sie in vergleichbarer Weise mit der Dendritenscheide in Verbindung.

Der zuerst als Receptorlymphraum bezeichnete Hohlraum wird von der HZ 1 gebildet; in ihn treten die Dendriten ein. Er dürfte dem Sensillenliquor I im korrigierten Schema von Ernst (1972) entsprechen. Im Gegensatz zu diesem Sensillum erstreckt er sich beim Kontaktchemoreceptor von *Lithobius* jedoch bis ins Haar, genau wie dies von Fliegen-Schmeckhaaren bekannt ist (z.B. Hansen u. Heumann, 1971).

Der zweite extrazelluläre Hohlraum des Sensillums wird von HZ 2 und HZ 3 gebildet. Die wichtigste Rolle dürfte dabei die tormogene Zelle (HZ 3) spielen, die über eine außerordentlich vergrößerte Oberfläche und zahlreiche Mitochondrien verfügt, woraus man auf hohe sekretorische Aktivität schließen kann. Dieser Raum ist gegen den Sensillenliquor I durch die innere Dendritenscheide abgeschlossen und steht über den langen Ausläufer der HZ 2 mit dem dendritenfreien Haarlumen in Verbindung. Einer Homologisierung mit dem „Sensillenliquor II" der Insekten steht bei Betrachtung der gemeinsamen Merkmale nichts im Wege. So ist an der Bildung dieses Raumes stets die tormogene Zelle beteiligt, die in diesem Bereich starke Oberflächenvergrößerungen aufweist; weitere Zellen, meist die trichogene Zelle, können mit ihm in Verbindung stehen. Immer wird dieser Raum „dorsal" von der Cuticula begrenzt (vergl. z.B. Ernst, 1969, 1972; Thurm, 1970; Schmidt u. Gnatzy; Gnatzy u. Schmidt, 1971; Hansen u. Heumann, 1971; Altner et al., 1970, 1973; Altner u. Ernst, 1974).

Die Bedeutung der Hüllzellen als wichtige Bestandteile von sensorischen Zellverbänden diskutiert Thurm (1970, 1974). Bei campaniformen Sensillen von Fliegen-Halteren konnte ein intensiver Ionentransport (vorwiegend K^+) nachgewiesen werden. Die dadurch aufgebaute Spannung ist anscheinend an den elektrischen Vorgängen in der Sinneszelle beteiligt.

Der gelegentlich festgestellte äußere Besatz der Membran der tormogenen Zelle beim Sensillum trichodeum von *Lithobius* mit einem elektronendichten, körnigen bis faserigen Material dürfte mit der Bildung der äußeren Cuticulascheide in Zusammenhang stehen.

Bemerkenswert ist das Vorhandensein zweier getrennter Lumina im Haarschaft, von denen eines die Dendritenaußenglieder enthält und das andere (indirekt über den HZ 2-Ausläufer) mit dem Sensillenliquorraum II in Verbindung steht. Diese Baueigen-

tümlichkeit scheint allen bisher untersuchten Arthropoden-Kontaktchemoreceptoren zuzukommen, bei denen der Sensillenliquor II jedoch meist direkt in das zweite Haarlumen einmündet (z.B. Hansen u. Heumann, 1971; Foelix u. Chuwang, 1972; Stürckow et al., 1973). Dieser Umstand ist intensiv diskutiert worden, ebenso die Frage, ob beide Lumina im Bereich der Haarspitze miteinander in Verbindung stehen (vergl. die ausführliche Diskussion bei Hansen u. Heumann, 1971). Eine solche Verbindung braucht nicht aus elektronenmikroskopisch nachweisbaren Öffnungen in der Trennwand zu bestehen; eine Ionenpermeabilität wäre ausreichend für die Annahme eines Ersatzschaltbildes, das dem vereinfachten Schema von Thurm (1974) entspricht.

Das Ergastoplasma der HZ 1 ist beim von mir beschriebenen Sensillum außergewöhnlich stark entwickelt. Diese Zelle dürfte über eine sehr hohe sekretorische Aktivität verfügen, die von mehrfacher Bedeutung sein kann:

1. Feuchthalten der Dendritenaußenglieder;
2. Ermöglichen elektrischer Vorgänge auf der Dendritenmembran;
3. Lösungsmittel für Geschmacks- bzw. Geruchsmoleküle;
4. Ersetzen der Flüssigkeit, die wahrscheinlich laufend durch die Spitzenpore verlorengeht.

IV. Zur Häutung und Neubildung der Sensillen

Häutungs- und Neubildungsvorgänge bei Arthropoden-Haarsinnesorganen sind erst in wenigen Fällen elektronenmikroskopisch beobachtet bzw. genauer untersucht worden (Slifer et al., 1957, 1959; Blaney et al., 1971; Moran, 1971; Schmidt u. Gnatzy, 1971; Gnatzy u. Schmidt, 1972; Altner u. Thies, 1972; Ernst, 1972).

Am frisch gehäuteten Sensillum trichodeum von *Lithobius* sind verschiedene Abweichungen vom fertigen Organ festzustellen. Die trichogene Zelle liegt als kräftiger Strang im dendritenfreien Teil des Haarlumens. Die tormogene Zelle erstreckt sich direkt bis unter die Aufhängemembran des Haares; ein Sensillenliquorraum II fehlt noch genauso wie die starke Oberflächenvergrößerung bei dieser Zelle. Der gesamte stützende Apparat mit äußerer Scheide, Stützgerüst und Kappe befindet sich noch im Aufbau. Die innere Scheide ist in ihrer komplizierten Form schon fertig; der Modus ihrer Entstehung muß außerordentlich verwickelt sein. Wahrscheinlich bildet die trichogene Zelle zuerst den Haarschaft und schrumpft anschließend auf die Form des späteren dendritenfreien Lumens zusammen. Ein Blick auf die Querschnitte durch den Haarschaft zeigt, daß sie nicht für die Absonderung der inneren Scheide in Frage kommen kann. Es muß vielmehr so sein, daß HZ 1 nach Abschluß der Haarbildung durch die trichogene Zelle in das Haarlumen auswächst und dabei diese Zelle im distalen Abschnitt noch umwächst, erst dann könnte sie das Material der Cuticulascheide zum Teil direkt gegen die innere Wandfläche des Haarschaftes, zum Teil in den gemeinsam mit der trichogenen Zelle gebildeten Interzellularraum abgeben. Danach muß sich HZ 1 wieder völlig aus dem Haar zurückziehen, um endgültig nur noch mit dem proximalen Ende der inneren Scheide in Verbindung zu bleiben. Der Bildungsmodus der Cuticulascheide, den Ernst (1972) beschreibt, kann darum so viel unkomplizierter sein, weil die HZ 1 ihre endgültige Position nicht zu verlassen braucht, um das Material der mehr oder minder röhrenförmigen Scheide kontinuierlich nach distal abzugeben.

Die trichogene Zelle scheint außerdem später Kappe und Stützgerüst zu bilden, und zwar während sich die tormogene Zelle nach Aufbau der Haaraufhängemembran und des

Haarbechers zurückzieht. Letztere Zelle dürfte auch für die Entstehung der äußeren Scheide wichtig sein; wahrscheinlich müssen beide Zellen bei der Bildung von Deckplatte und dem gesamten stützenden Apparat in schwer zu übersehender Weise zusammenwirken.

Sehen wir von diesen komplizierten Sonderbildungen ab, so ergeben sich doch weitgehende Übereinstimmungen mit der Haarbildung bei Insekten.

Da in der Exuvie des frisch gehäuteten Organs keinerlei Reste von Zellen mehr zu finden sind, müssen sämtliche Zellausläufer bereits erhebliche Zeit vor der Ecdysis aus dem alten Sensillum zurückgezogen worden sein. Sie gehören damit zum „Häutungstyp II" (Altner u. Thies, 1972).

V. Die Bedeutung der Sensilla trichodea für Lithobius

Ich will im folgenden versuchen, unter Berücksichtigung der Verhaltensuntersuchungen anderer Autoren an *Lithobius* die Rolle darzustellen, die die beschriebenen Organe auf Grund ihres Feinbaues spielen könnten.

Tastfunktion:

Feststellung der mechanischen Beschaffenheit von Untergrund und Umgebung.

Sicherung nach vorn (Antennen) und hinten [Schleppbeine: auch diese sind dicht mit Sensilla trichodea besetzt und werden von Rilling (1968) auf S. 38 sogar als „hintere Antennen" bezeichnet].

Positive Thigmotaxis: Sensilla trichodea befinden sich auf dem gesamten Körper.

Wandläufigkeit: Die Tiere halten über die Fühler Kontakt mit der Wand ihres Behälters; beim Verlust der Fühler ist dieses Verhalten erheblich gestört.

Paarungsvorspiel: Vor der Spermatophorenübertragung betrillern sich die Geschlechtspartner mit den Antennen (Klingel, 1960).

Nahrungserwerb: Die Tiere erkennen ihre Beute in erster Linie durch Berührung mit den Antennen, wobei mechanische Reize sicherlich auch bedeutsam sind.

Chemoreception:

Prüfung der chemischen Zusammensetzung des Bodens, insbesondere der Bodenfeuchtigkeit. Bauer (1955) wies nach, daß die Tiere auf Änderung der Bodenfeuchtigkeit wesentlich heftiger reagieren als auf Änderung der Luftfeuchtigkeit. Durch Ausschaltversuche lokalisierte er die zuständigen Sinnesorgane auf den Fühlern und den Tarsen, die ebenfalls reich an Sensilla trichodea sind.

Das chemische Erkennen der Nahrung spielt sicher eine sehr wichtige Rolle. So werden unverletzte Regenwürmer auch von ausgehungerten Steinkriechern, selbst wenn sie mit den Antennen in Berührung kommen, nicht beachtet; zerschnittene Würmer dagegen werden sofort gefressen.

Beim Paarungsvorspiel könnte auch das chemische Erkennen des Partners eine Rolle spielen.

Der schwache Geruchssinn von *Lithobius* dürfte seinen Sitz in den Kontaktchemoreceptoren haben. Die hohe Zahl von 17 wahrscheinlich chemosensitiven Sinneszellen würde eine Vielfalt der chemischen Perzeption denkbar machen.

Literatur

Altner, H., Ernst, K.-D.: Struktureigentümlichkeiten antennaler Sensillen bodenlebender Collembolen. Pedobiologia **14**, 118–122 (1974)

Altner, H., Ernst, K.-D., Karuhize, G.R.: Untersuchungen am Postantennalorgan der Collembolen (Apterygota). I. Die Feinstruktur der postantennalen Sinnesborste von *Sminthurus fuscus* L. Z. Zellforsch. **111**, 263–285 (1970)

Altner, H., Ernst, K.-D., Kolnberger, I., Loftus, R.: Feinstruktur und adäquater Reiz bei Insektensensillen mit Wandporen. Verh. Dt. Zool. Ges. **66**, 48–53 (1973)
Altner, H., Thies, G.: Reizleitende Strukturen und Ablauf der Häutung an Sensillen einer euedaphischen Collembolenart. Z. Zellforsch. **129**, 196–216 (1972)
Barth, F.G.: Der sensorische Apparat der Spaltsinnesorgane (*Cupiennius salei* Keys., Araneae). Z. Zellforsch. **112**, 212–246 (1971)
Barth, F.G.: Die Physiologie der Spaltsinnesorgane. I. Modellversuche zur Rolle des cuticularen Spaltes beim Reiztransport. J. comp. Physiol. **78**, 315–336 (1972a)
Barth, F.G.: Die Physiologie der Spaltsinnesorgane. II. Funktionelle Morphologie eines Mechanoreceptors. J. comp. Physiol. **81**, 159–186 (1972b)
Barth, F.G.: Bauprinzipien und adäquater Reiz bei einem Mechanorezeptor. Verh. Dt. Zool. Ges. **66**, 25–30 (1973)
Bauer, K.: Sinnesökologische Untersuchungen an *Lithobius forficatus* L. Zool. Jb. Physiol. **65**, 267–300 (1955)
Blaney, W.M., Chapman, R.F.: The fine structure of the terminal sensilla on the maxillary palps of *Schistocerca gregaria* (Forskål) (Orthoptera, Acrididae). Z. Zellforsch. **99**, 74–97 (1969)
Boeckh, J.: Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Geruchsrezeptoren auf den Antennen des Totengräbers (*Necrophorus*, Coleoptera). Z. vergl. Physiol. **46**, 212–248 (1962)
Dethier, V.G.: Sensitivity of the contact chemoreceptors of the blowfly to vapors. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **69**, 2189–2192 (1972)
Ernst, K.-D.: Die Feinstruktur von Riechsensillen auf der Antenne des Aaskäfers *Necrophorus* (Coleoptera). Z. Zellforsch. **94**, 72–102 (1969)
Ernst, K.-D.: Die Ontogenie der basiconischen Riechsensillen auf der Antenne von *Necrophorus* (Coleoptera). Z. Zellforsch. **129**, 217–236 (1972)
Foelix, R.F., Chu-Wang, I-Wu: Fine structure analysis of palpal receptors in the tick *Ambylomma americanum* (L.). Z. Zellforsch. **129**, 548–560 (1972)
Foelix, R.F., Chu-Wang, I-Wu, Beck, L.: Fine structure of tarsal sensory organs in the whip spider *Admetus pumilio* (Amblypygi, Arachnida). Tissue & Cell **7**, 331–346 (1975)
Fuhrmann, H.: Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Tracheaten. I. Die antennalen Sinnesorgane der Myriapoden. Z. wiss. Zool. **119**, 1–52 (1923)
Gaffal, K., Hansen, K.: Mechanorezeptive Strukturen der antennalen Haarsensillen der Baumwollwanze *Dysdercus intermedius* Dish. Z. Zellforsch. **132**, 79–94 (1972)
Gnatzy, W., Schmidt, K.: Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae). I. Faden- und Keulenhaare. Z. Zellforsch. **122**, 190–209 (1971)
Gnatzy, W., Schmidt, K.: Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae). IV. Die Häutung der kurzen Borstenhaare. Z. Zellforsch. **126**, 223–239 (1972)
Hansen, K.: α-Glucosidases as sugar receptor proteins in flies. In: Biochemistry of sensory functions (L. Jaenicke, ed.), pp. 207–233. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1974
Hansen, K., Heumann, H.G.: Die Feinstruktur der tarsalen Schmeckhaare der Fliege *Phormia terranovae* Rob.-Desv. Z. Zellforsch. **117**, 419–442 (1971)
Kellogg, F.E.: Water vapor and carbon dioxide receptors in *Aëdes aegypti* (L.). J. Insect. Physiol. **16**, 99–108 (1970)
Klingel, H.: Die Paarung des *Lithobius forficatus* L. Verh. Dt. Zool. Ges. **53**, 326–332 (1960)
Marshall, A.T.: Vesicular structures in the dendrites of an insect olfactory receptor. Tissue & Cell **5**, 233–241 (1973)
McIver, S.B.: Fine structure of antennal grooved pegs of the mosquito, *Aëdes aegypti*. Cell Tiss. Res. **153**, 327–338 (1974)
Meske, Ch.: Untersuchungen zur Sinnesphysiologie von Diplopoden und Chilopoden. Z. vergl. Physiol. **45**, 61–77 (1961)
Moran, D.T.: Lose of the sensory process of an insect receptor at ecdysis. Nature (Lond.) **234**, 476–476–477 (1971)
Moran, D.T., Chapman, K.J., Ellis, R.A.: The fine structure of cockroach campaniform sensilla. J. Cell Biol. **48**, 143–154 (1971)
Moran, D.T., Varela, F.G.: Microtubules and sensory transduction. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **68**, 757–760 (1971)
Moulins, M.: Les sensilles de l'organe hypopharyngien de *Blabera craniifer* Burm. (Insecta, Dictyoptera). J. Ultrastructure Res. **21**, 474–513 (1968)
Nicklaus, R., Lundquist, P.G., Wersäll, J.: Elektronenmikroskopie am sensorischen Apparat der Fadenhaare auf den Cerci der Schabe *Periplaneta americana*. Z. vergl. Physiol. **56**, 412–415 (1967)
Nicklaus, R., Lundquist, P.G., Wersäll, J.: Die Übertragung des Reizes auf den distalen Fortsatz der Sinneszelle bei den Fadenhaaren von *Periplaneta americana*. Verh. Dt. Zool. Ges. **61**, 578–584 (1968)

Quennedey, A.: The labrum of *Schedorhinotermes* minor soldier (Isoptera, Rhinotermitidae). Morphology, innervation and fine structure. Cell Tiss. Res. **160**, 81–98 (1975)
Reynolds, E.S.: The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol. **17**, 208–212 (1963)
Rice, M.J., Galun, R., Finlayson, L.H.: Mechanotransduction in insect neurons. Nature New Biol. **241**, 286–288 (1973)
Richardson, K.C., Jarett, L., Finke, E.H.: Embedding in epoxy resins for ultrathin sectioning in electron microscopy. Stain Technol. **35**, 313–323 (1960)
Rilling, G.: *Lithobius forficatus.* Stuttgart: Fischer 1968
Scharmer, J.: Die Bedeutung der Rechts-Links-Struktur und die Orientierung bei *Lithobius forficatus.* Zool. Jb. Abt. allg. Zool. u. Physiol. **54**, 459–506 (1935)
Schmidt, K.: Die campaniformen Sensillen im Pedicellus der Florfliege (*Chrysopa,* Planipennia). Z. Zellforsch. **96**, 478–489 (1969a)
Schmidt, K.: Der Feinbau der stiftführenden Sinnesorgane im Pedicellus der Florfliege *Chrysopa* Leach (Chrysopidae, Planipennia). Z. Zellforsch. **99**, 357–388 (1969b)
Schmidt, K.: Das Johnstonsche Organ der primär flügellosen Ectognathen. Cytobiologie **11**, 153–171 (1975)
Schmidt, K., Gnatzy, W.: Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae). II. Die Häutung der Faden- und Keulenhaare. Z. Zellforsch. **122**, 210–226 (1971)
Schmidt, K., Gnatzy, W.: Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von *Gryllus bimaculatus* Deg. (Saltatoria, Gryllidae). III. Die kurzen Borstenhaare. Z. Zellforsch. **126**, 206–222 (1972)
Schneider, L.: Centriolen und Wimperapparat. In: Grundlagen der Cytologie (G.C. Hirsch, H. Ruska, P. Sitte, Hrsg.). Stuttgart: Fischer 1973
Simon, H.R.: Zur Ernährungsbiologie von *Lithobius forficatus* (Myriapoda, Chilopoda). Zool. Anz. **164**, 19–26 (1960)
Slifer, E.H., Prestage, J.J., Beams, H.W.: The fine structure of the long basiconic sensory pegs of the grasshopper (Orthoptera, Acrididae) with special reference to those on the antenna. J. Morphol. **101**, 359–396 (1957)
Slifer, E.H., Prestage, J.J., Beams, H.W.: The chemoreceptors and other sense-organs on the antennal flagellum of the grasshopper. J. Morphol. **105**, 145–191 (1959)
Smith, D.S.: The fine structure of haltere sensilla in the blowfly, *Calliphora erythrocephala* (Meig.), with scanning electron observations on the haltere surface. Tissue & Cell **1**, 443–484 (1969)
Steinbrecht, R.A.: Der Feinbau olfaktorischer Sensillen des Seidenspinners (Insecta, Lepidoptera). Rezeptorfortsätze und reizleitender Apparat. Z. Zellforsch. **139**, 533–563 (1973)
Stürckow, B., Holbert, P.E., Adams, J.R., Anstead, R.J.: Fine structure of the tip of the labellar taste hair of the blowflies, *Phormia regina* (Mg.) and *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae). Z. Morph. Tiere **75**, 87–109 (1973)
Thurm, U.: Mechanoreceptors in the cuticle of the honey bee. Science **145**, 1063–1065 (1964)
Thurm, U.: An insect mechanoreceptor. I. Fine structure and adequate stimulus. Cold Spring Harbour Symp. on Quantitative Biology **XXX**, 75–82 (1965)
Thurm, U.: Untersuchungen zur funktionellen Organisation sensorischer Zellverbände. Verh. Dt. Zool. Ges. **64**, 79–88) (1970)
Thurm, U.: Mechanisms of electrical membrane responses in sensory receptors, illustrated by mechanoreceptors. In: Biochemistry of sensory functions (L. Jaenicke, ed.), pp. S. 367–390. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1974
Tichy, H.: Untersuchungen über die Feinstruktur des Tömösvaryschen Sinnesorgans von *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda) und zur Frage seiner Funktion. Zool. Jb. Anat. **91**, 93–139 (1973)

Nachtrag bei der Korrektur

Gaffal, K.P., Tichy, H., Theiß, J., Seelinger, G.: Structural polarities in mechanosensitive sensilla and their influence on stimulus transmission. Zoomorphologie **82**, 79–103 (1975)
Das von diesen Autoren bei verschiedenen Mechanoreceptoren von Insekten beschriebene "socket septum" dürfte Deckplatte und Stützgerüst beim Sensillum trichoideum von *Lithobius* entsprechen.

Eingegangen am 12. Dezember 1975